Ueber

das

Verhalten der Nerven

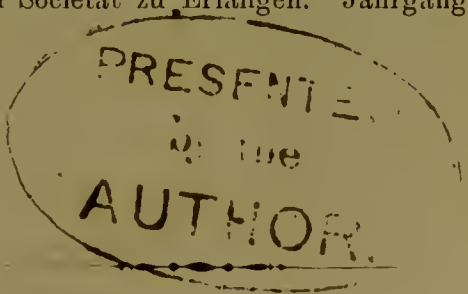
in den

quergestreiften Muskelfäden der Wirbelthiere

von

J. Gerlach.

(Separatabdruck aus den Sitzungsberichten der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen. Jahrgang 1873).



Erlangen,
Druck von E. Th. Jacob.
1873.

Zur Darstellung des sogenannten terminalen Verhaltens der Nerven in der willkürlichen Muskulatur der Wirbelthiere bedient man sich allgemein der sehr verdünnten Salz- oder Essigsäure und gewinnt damit Bilder, welche eine sehr auffallende Verschiedenheit in den motorischen Nervenendigungen des Frosches, dieses Lieblingsthieres der Histologen, und anderer Wirbelthiere zu beweisen scheinen. Während man nämlich bei dem Frosche annimmt, dass die nach dem Durchtritt durch das Sorcolemma nur auf den Axencylinder reducirte Nervenfaser sich in der quergestreiften Substanz ein oder mehrmal theilt, und jede dieser durch Theilung hervorgegangenen Fasern, an denen auch Kernbildungen konstatirt wurden, in geringer Entfernung von der Eintrittstelle des Nerven frei in der quergestreiften Substanz der Muskelfäden endigt, werden für andere Amphibien, wie die Eidechse, für Vögel und Säuger die sogenannten Terminalplatten als Endorgane der Nerven in den quergestreiften Muskelfäden beschrieben. Es sei fern von mir behaupten zu wollen, dass diesen Beschreibungen unserer besten Histologen über die Endigungen motorischer Nerven in der quergestreiften Substanz der Muskelfäden die objective Unterlage gefehlt habe, d. h. dass sie nicht wirklich dargestellt und gesehen wurden, allein jeder Lehrer der Histologie wird mir zugeben müssen, dass die Anfertigung von Präparaten über das terminale Verhalten der Nerven in den Muskelfäden des Frosches und der Säuger zu den schwierigsten Aufgaben der praktischen Histologie gehört und ich bekenne offen, dass ich mich häufig Tage lang abmühen musste, um nur einigermassen demonstrable Präparate über die Endigungen der Muskelnerven des Frosches und über die Endplatten der Säuger meinen Zuhörern zeigen zu können.

Die grosse Verschiedenheit des terminalen Verhaltens der motorischen Nerven des Frosches von der anderer Wirbelthiere die ausserordentliche Schwierigkeit der Darstellung wirklich überzeugender Bilder, sowie die Ueberlegung, dass immer Säuren,

wenn auch in sehr verdünntem Zustand bei der Präparation erforderlich sind, welche Aenderungen in dem Aggregatzustand der in Beziehung auf Gerinnung so äusserst delikaten Eiweiskörper sowohl der Axenfasern der Nerven wie der quergestreiften Muskelsubstanz möglicherweise hervorbringen und dadurch Veranlassung zur Entstehung mikroskopischer Bilder geben können, welche den realen Verhältnissen nicht entsprechen, alle diese Punkte brachten mich zu der Annahme, dass die Frage über das terminale Verhalten der Nerven in der quergestreiften Muskulatur noch nicht als eine endgültig entschiedene zu betrachten sei.

Die für die Histologie so wichtig gewordene Einwirkung des Goldchloridkaliums sowohl auf centrale wie peripherische Nervenfasern legten es nahe, dieses Reagens zur Untersuchung des terminalen Verhaltens motorischer Nerven zu verwerthen und dadurch möglicherweise dem grossen Geheimnisse der Physiologie dem Verhältniss von Nerv und Muskel etwas näher zu treten. Obgleich mir eine siebenjährige sehr ausgedehnte Erfahrung in der Goldmethode, die jeder, der einigermassen damit vertraut ist, als den schwierigsten Theil der mikroskopischen Technik erklären wird, zu Gebote stand, und obwohl ich der festen Ueberzeugung bin, dass die Axenfaser unter allen thierischen Geweben die grösste chemische Anziehungskraft für Goldchloridkalium besitzt, dass demnach letzteres allen anderen Reagentien für die Untersuchung des terminalen Verhaltens der Nerven weitaus vorzuziehen ist, so muss ich doch bekennen, dass ich nie bei einer mikroskopischen Arbeit auf grössere Schwierigkeiten gestossen bin und mehr Hindernisse zu überwinden hatte, als bei dieser Untersuchung.

Der Hauptgrund dieser Schwierigkeiten liegt darin, dass der Muskel nur ganz kurze Zeit jene Eigenschaften besitzt, welche eine erfolgreiche Anwendung der Goldmethode gestatten. Der ganz frische, noch lebendige, zuckungsfähige Muskel scheint nämlich Goldchloridkalium in jenen Verdünnungen, die hier allein in Anwendung gezogen werden können (1 Thl. Goldchloridkalium auf 10 bis 20 tausend Thle. Wasser), gar nicht aufzunehmen und bleibt demnach nach 12stündigem Liegen in der Goldlösung wobei an dem Boden des Uhrgläschens sich eine sehr geringe Menge eines geronnenen Eiweiskörpers ausgeschieden hat, vollkommen farblos. Der lebendige Muskel zeigt hier eine merkwürdige Analogie mit dem Verhalten frischer Gewebe gegen andere Farbstoffe, auf die ich schon vor Jahren in

diesen Blättern hingewiesen habe. Bringt man dagegen einen Muskel beim Beginn der Todtenstarre in die Goldlösung, so erscheint derselbe nach 12stündigem Liegen diffus roth gefärbt und eine Unterscheidung von Nerven- und Muskelsubstanz ist dann vollkommen unmöglich. Nur jenes Zwischenstadium, welches dem Eintritt der Todtenstarre vorausgeht, scheint geeignet, die Anwendung der Goldmethode zur vollkommenen Entfaltung gelangen zu lassen. Bei dem Frosche scheinen mir 8 bis 10 Stunden nach dem Tode diesem Stadium am besten zu entsprechen; eine ganz genaue Zeitbestimmung war mir unmöglich; der Lebenszustand des Thieres vor dem Tode, die Art des Todes (sehr gute Präparate erzielte ich bei einem Frosche schon 5 Stunden nach dem Tode, der durch Aufschlagen des Kopfes auf die Tischkante getödtet worden war), sowie die Temperatur des umgebenden Mediums scheinen in dieser Beziehung einflussreiche Momente zu sein. Dieses Stadium der günstigen Goldeinwirkung wie ich es kurz nennen will, dauert natürlich länger bei Kaltblütern als bei Warmblütern; bei den letzteren erhielt ich daher trotz sehr zahlreicher Versuche nur zweimal gute Resultate und zwar bei einem Ochsen drei und bei einem Hunde $2^1/_2$ Stunden nach dem Tode, während ich viel glücklicher bei dem Frosche und bei der Eidechse war, wo ich jetzt ziemlich sicher bin, unter 5 bis 6 Versuchen wenigstens einmal den richtigen Zeitpunkt zu treffen. Merkwürdigerweise habe ich bei Insekten, wo der sogenannte Doyére'sche Hügel als Eintrittsstelle der Nerven in die Muskelfäden namentlich an den Geschlechtsorganen von Trichodes appiarius (Engelmann) auch ohne Anwendung von Säuren ziemlich leicht zu sehen ist, niemals gute Resultate, sondern fast immer nachträgliche diffuse Färbung erhalten.

Hat man nun das Stadium der günstigen Goldeinwirkung getroffen, so zeigt der Muskel, der vor der Einlage in Goldchloridkaliumlösung unter der Lupe mit der Einlageflüssigkeit befeuchtet möglichst fein zerfasert worden war, nach 10 bis 12stündiger Einlage einzelne Stellen von lilla-röthlicher Färbung. Schon bei schwacher Vergrösserung ist es leicht sich zu überzeugen, dass an diesen lillaröthlichen Stellen ausser dem Sarcolemma gelegene breitere dunkel violett gefärbte markhaltige Nervenfasern sich finden, welche sich hin und wieder theilen, bisweilen förmlich ringförmig die Muskelfäden umgeben, um schliesslich durch das Sarcolemma zu treten, wobei sie aber die Markscheide verlieren. Viel interessanter als diese ja schon länger bekannten Thatsachen ist das Verhalten der quergestreiften

Substanz der Muskelfäden, das aber erst bei stärkeren Vergrösserungen vollkommen deutlich wird. Dieselbe erscheint in grösserer oder geringerer Entfernung vom Nerveneintritt wie roth gesprenkelt oder punktirt, von Querstreifen ist dagegen keine Spur, und ebensowenig von den Muskelkörperchen (Muskelkernen) zu sehen. Die rothen von der Goldreduktion herrührenden Punkte sind theils rund, theils länglich, und lassen in ihrer Anordnung eine gewisse Regelmässigkeit, namentlich nach der Längsrichtung des Muskelfadens nicht verkennen. Der zwischen diesen rothen Punkten gelegene Theil der quergestreiften Muskelsubstanz ist in den ersten Stunden der Beobachtung vollkommen farblos, erscheint aber später gleichfalls, wenn auch viel weniger stark roth gefärbt. Die Anwendung stark reducirender Agentien, wie Pyrogallus- oder Ameisensäure, bewirkt selbst in sehr verdünntem Zustand eine sehr intensive Reduktion des Goldsalzes, die immer von diffuser Färbung begleitet ist. Am vortheilhaftesten schien mir der Zusatz von Glycerin, in welchem Gummi arab. gelöst ist. Hier geht die Reduction des Goldsalzes nur sehr allmälig vor sich, erstreckt sich von den eintretenden Nerven aus nach und nach fast auf den ganzen Muskelfaden und lässt auch nach Monate langer Aufbewahrung die Farbendifferenz, d. h. die eigenthümliche Punktirung des Inhalts der Muskelfäden erkennen. Jedoch sind solche ältere Präparate ihrer Undurchsichtigkeit wegen nicht geeignet, das Verhältniss der in das Sarcolemma eingetretenen Axenfasern zu der kontractilen Substanz klar zu legen. Sie müssen zu dem Ende wieder durchsichtig gemacht werden, und dieses geschieht durch die methodische Anwendung des Cyankalis. Durch Behandlung mit diesem Reagens in einer Verdünnung von 1 zu 200 Wasser tritt nach 30 bis 36 Minuten die Farbendifferenzirung in der eigenthümlichen Punktirung sich aussprechend, auf das Schärfste hervor. Die Punkte erscheinen blass roth gefärbt, die Zwischensubstanz dagegen absolut farblos, während die jetzt sehr zahlreich sichtbaren Nerven, d. h. Axenfasern durch ihre mehr violette Farbe sich charakterisiren. Dieser Zeitpunkt der Einwirkung des Cyankalis ist der für die Beobachtung geeignetste. Lässt man das Cyankali noch länger einwirken, so erblassen die Punkte, d. h. es schwindet die Farbendifferenz und man sieht nur die reichlichen netzförmig angeordneten intravaginalen Nerven, bis auch diese allmälig erblassen und nur noch der eintretende Nerv gefärbt erscheint, d. h. mit anderen Worten die Lösung der Goldreduktion unter dem Einfluss des Cyankalis

erfolgt contripetal (von der Muskel nach dem Nerven zu) in derselben Reihenfolge, wie sie sich centrifugal entwickelt hat.

Was nun das Verhalten der intravaginalen Nerven, wie wir die letzterem nach ihrem Durchtritt durch das Sarcolemma nennen wollen, betrifft, so theilt sich gewöhnlich nach dem Durchtritt alsbald die Axenfaser, aus welcher die intraginalen Nerven allein bestehen, in zwei Aeste, von denen der eine dicht unter dem Sarcolemma aufwärts, der andere abwärts verlauft. Die Länge dieser Aeste ist oft sehr bedeutend und ich sah öfter solche, welche mehr als die doppelte Länge des Sehfeldes eines Mikroskops von Hartnack bei Syst. 7 und Oc, 2 hatten. Von diesen Aesten gehen nach der Mitte des Muskelfadens wiederholt Zweige ab, welche sich gleichfalls in der Richtung nach auf- und abwärts theilen. Auf diese Weise entsteht innerhalb des Sarcolemmas ein Netz von Axenfasern, welches in Längsmaschen angeordnet die contractile Substanz des ganzen Muskelfadens durchzieht. Dieses Verhalten der intravaginalen Nerven findet sich in ganz gleicher Weise bei dem Frosch, der Eidechse, dem Ochsen und Hunde, wodurch die reale Existenz der sogenannten Endplatten mehr als problematisch wird.

Drei Punkte waren es, welche mir an diesen intravaginalen Nerven besonders auffielen: 1) Der sich gleich bleibende Durchmesser der Fasern trotz der zahlreichen Theilungen, welcher zwischen 0,002 bis 3 Mm. schwankt. 2) Die zahlreichen Einkerbungen und Unterbrechungen des Zusammenhang der intravaginalen Axenfasern, welche, denselben an reinen Goldpräparaten ohne Anwendung des Cyankali grosse Aehnlichkeit mit Rosenkränzen verleihen. Die einzelnen in regelmässigen Reihen geordneten Körner machen hiebei oft den Eindruck von grösseren intensiver gefärbten gesprenkelten oder punktförmigen Stellen, von welchen ja, wie ich oben andeutete, die contractile Substanz der Muskelfäden bei günstiger Goldeinwirkung wie besäht ist Diese Bilder brachten mich zuerst auf den Gedanken eines Zusammenhangs zwischen den intravaginalen Axenfasern und den gesprenkelten oder punktirten Stellen. 3) Die Veränderungen, welche an dem Goldpräparat die intravaginalen Axenfasern nach der Einwirkung von Cyankali erleiden. Einmal werden dieselben dadurch heller, wobei die Einkerbungen und Unterbrechungen des Zusammenhangs vollkommen schwinden, so dass die Faser auf beiden Seiten gleichmässige scharfe Kontouren zeigt und dann treten an einzelnen Stellen der Fasern aber nicht häufig Kerne auf. Diese Kerne sind oval, leicht granulirt, weniger gefärbt, wie der übrige

Theil der Axenfasern und stimmen ganz mit jenen Kernbildungen überein, welche ich gleichfalls an Goldpräparaten an ganz feinen gleichfalls nur aus Axenfasern bestehenden Nerven in dem Bindegewebe des Frosches beobachtet habe. Von den sogenannten Muskelkörperchen sind diese Kerne total verschieden und besitzen kaum die Hälfte der Grösse derselben.

An gelungenen Goldpräparaten, wo die Sprenkelung der kontractilen Substanz, sowie das intravaginale Axenfasernetz gleich gut zu sehen waren, gelangte ich nun beim Beginn der Einwirkung des Cyankalis zu dem überraschenden Ergebniss eines directen Zusammenhangs zwischen den intravaginalen Axenfasern und den gesprenkelten oder punktirten Stellen der kontractilen Substanz der Muskelfäden. Die Beobachtung ist nur vorübergehender Natur, indem es mir bis jetzt nicht gelang, die Einwirkung des Cyankali gerade in dem Momente zu unterbrechen, in welchem dieser Zusammenhang am deutlichsten war. Jedoch hat die für die Beobachtung günstige Zeit immer eine Dauer von 15 bis 20 Minuten, wenn man das Cyankali in der oben angegebenen Verdünnung anwendet. Ich habe diese Beobachtung so oft unter Anwendung der besten Hartnack'schen Immersionslinsen wiederholt, dass ich für die Richtigkeit derselben glaube einstehen zu können.

Da man bei der ausserordentlichen Menge der gesprenkelten und punktirten Stellen dieselben nothwendig für einen Bestandtheil der contraktilen Substanz des Muskels wird annehmen müssen, so wäre durch meine Beobachtungen ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen den letzten Endigungen der Nerven und einem Bestandtheile der contraktilen Muskelsubstanz nachgewiesen. Die nächste Frage wäre nun die, welches der Bestandtheil der kontraktilen Substanz sei, mit welchem sich schliesslich die intravaginalen Nerven verbänden. Eine endgültige Lösung dieser Frage scheint bei dem gegenwärtigen Zustand unserer Kenntnisse über den molekulären Bau der contraktilen Muskelsubstanz nicht möglich zu sein. Wir haben zwar eine ganze Reihe von hypothetischen Anschauungen über den Bau des willkürlichen Muskels, die ältere Primitivfibrillentheorie, die Scheibentheorie mit den sarcous elements und die moderne Kästchentheorie in ihren verschiedenen Modifikationen. Welcher erfahrene Mikroskopiker möchte es läugnen, dass man für jede dieser Anschauungen sehr überzeugende Bilder ins Feld führen kann; allein gerade die Reichhaltigkeit der Bilder, welche den Anschauungen über den elementaren Bau der Muskeln zu Grunde liegen, muss jeden Un-

befangenen zu der Ansicht führen, dass des Räthsels Kern noch nicht gelöst sei. Sicher scheint mir in Beziehung auf den elementaren Bau des Muskels nur die Thatsache festzustehen, dass es in demselben zwei verschiedene Massetheilchen giebt, welche sich durch ihre optischen Eigenschaften unterscheiden. Den streng physikalischen Beweis für diese Thatsache hat bekanntlich zuerst Brücke vermittelst der Polarisation geführt und damit stimmt ziemlich auch dasjenige überein, was wir über das elektromotrische Verhalten des Muskels wissen. Diese physikalisch verschiedenen Massetheilchen zeigen für gewöhnlich die Anordnung in dem Muskel, dass die Lagen der einen regelmässig abwechseln mit den Lagen der anderen daher das bekannte Bild der Querstreifung. Auch kann es hiebei vorkommen, dass zwischen zwei breiteren Lagen der doppelt brechenden Massetheilchen eine ganz dünne Lage der einfach brechenden, oder zwischen zwei breiteren der einfach brechenden eine ganz feine Lage der doppelt brechenden Massetheilchen auftritt, eine Annahme, mit welcher die Controverse in Betreff des Querstreifens von Krause und Hensen ihre Erledigung fände. Die Verschiedenheit der Ansichten über den Bau der kontractilen Muskelsubstanz scheint mir hauptsächlich darin begründet, dass die Morphologen zu wenig Gewicht auf die leichte Beweglichkeit der beiden physikalisch verschiedenen Massetheilchen der contraktilen Muskelsubstanz legen, auf welche doch die modernen physiologischen Anschauungen so sehr hinweisen.

Wie jedem erfahrenen Mikroskopiker bekannt ist, kommen zuweilen Muskelfäden zur Beobachtung, an welchen keine Spur von Querstreifung und auch keine Längsstreifung zu erkennen ist, dieselben erscheinen unter der Form von durch das Sarcolemma scharf abgegränzter mehr oder weniger stark punktirter Bänder. Diese Bilder sind meiner Ansicht nach nur durch die Annahme zu erklären, dass es ausser der gewöhnlichen Lagerung der beiden verschiedenen Massetheilchen des Muskels, welche das bekannte quergestreifte Bild bedingen, auch noch eine andere geben muss, wobei dieselben weniger regelmässig gelagert, mehr durch einander geworfen sind. Diese Art der Lagerung scheint nun bei einer grösseren Anzahl von Muskelfäden einzutreten, in jenem Stadium des Absterbens, welches dem Eintritt der Todenstarre kurz vorhergeht und das ich oben das Stadium der günstigen Goldeinwirkung nannte. In diesem Stadium ist die eine Categorie der Massetheilchen des Muskels in einer entweder für die Aufnahme oder Reduction des Goldes besonders günstigen

Disposition und so denke ich mir entstanden jenes eigenthümliche Bild des Muskels mit den gesprenkelten oder punktirten Stellen, welches auch für eine chemische Differenz der beiden physikalisch verschiedenen Massetheilchen der contractilen Muskelsubstanz spricht. Dagegen glaube ich mich jedoch verwahren zu müssen, dass ich jene gesprenkelten oder punktirten Stellen schon für das mikroskopische Bild der einen Gattung der Massetheilchen des Muskels halte. Dieselben liegen nach meiner Anschauung weit über der Gränze des Auflösungsvermögens unserer Mikroskope und die von mir beschriebenen gesprenkelten und punktirten Stellen sind nur als Aggregate der einen Categorie der Massetheilchen des Muskels zu betrachten. Bei gewissen Thieren den Insekten, bei denen die Querstreifung mehr als bei anderen Thieren ausgesprochen ist und die daher mit besonderer Vorliebe von den neueren Histologen zur Begründung ihrer Ansichten über den Bau der Muskeln in Anwendung gezogen werden, scheint die lagenweise Anordnung der beiden Massetheilchen mehr fixirt zu sein, ein Umstand, den ich damit in Verbindung bringe, dass mich bei diesen Thieren die Goldmethode so ganz im Stiche liess.

Da wir die morphologischen Eigenschaften der beiden Arten von Massetheilchen gar nicht kennen, sondern auf die Existenz derselben nur aus physikalischen und nach meiner Beobachtung rücksichtlich der Verschiedenheit der Goldwirkung auch aus chemischen Gründen schliessen können, so kann natürlich von einer präcisen Entscheidung der Frage, ob die intravaginalen Nerven mit den Massetheilchen der einfach brechenden oder jenen der doppelt brechenden Muskelsubstanz in continuirlichem Zusammenhange stehen, nicht die Rede sein. Da wir aber wissen, dass die Axenfasern der Nerven unter dem Polarisationsmikroskop keine doppelt brechenden Eigenschaften zeigen, so dürfte zunächst die Annahme mehr Wahrscheinlichkeit haben, dass die intravaginalen Nerven mit den Massetheilchen der einfach brechenden Substanz in directer Verbindung stehen.

Die Annahme eines directen Zusammenhangs zwischen den Muskelnerven und einem Theile der contraktilen Substanz legt den Gedanken nahe, dass zu einem Muskelfaden mehr als ein Nerv trete. Ich habe daher auf diesen Punkt speciell meine Aufmerksamkeit gerichtet, muss jedoch bekennen, dass es mir niemals gelang, an räumlich von einander sehr entfernten Stellen der Muskelfäden zwei vollkommen verschiedene Nerven eintreten zu sehen. Das Einzige, was ich in dieser Beziehung beobachten

konnte, war dieses, dass eine markhaltige Nervenfaser sich kurz vor dem Eintritt in den Muskelfaden theilte und beide Zweige in geringer Entfernung von einander an verschiedenen Seiten des Muskelfadens das Sarcolemma durchbrachen und sich dann ganz so verhielten wie die ungetheilt zu den Muskelfäden tretenden Nervenfasern. Ich muss daher den von Kühne zuerst aufgestellten Satz, dass jeder Muskelfaden nur mit einem Nerven in Verbindung stehe, als vollkommen berechtigt anerkennen. Die jetzt ziemlich sicher festgestellte Thatsache, dass die Muskelfäden in dem Muskel an beiden Seiten konisch zugespitzt enden, demnach viel kürzer sind, als man sich dieselben früher dachte, sowie der Umstand, dass die intravaginalen Axenfasern trotz der zahlreichen Theilungen den gleichen Durchmesser behalten, lassen es nach meiner Ansicht weniger auffallend erscheinen, dass zu jedem Muskelfaden nur ein Nerv tritt.

Finden die Schlussfolgerungen, welche ich aus meinen Beobachtungen über die Einwirkung des Goldchloridkaliums auf die willkürliche Muskulatur und deren Nerven zog, bei den Physiologen Anklang, so wäre damit allerdings von morphologischer Seite ein Verständniss der innigen Beziehung zwischen Nerv und Muskel angebahnt, auf welche ja die jedem physiologisch gebildeten Arzte bekannte Conformität der elektrometrischen Eigenschaften sowie der chemischen Constitution von Muskel und Nerv schon lange hinweist.